Caldasia 22 (2): 341-346

REANÁLISIS DE *BRUNELLIA* RUIZ & PAVÓN: UNA RESPUESTA A MIRANDA

CLARA INÉS OROZCO

Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia Herbario Nacional de Colombia, Apartado 7495, Bogotá, Colombia. claoroz@ciencias.ciencias.unal.edu.co

Agradezco a Rafael Miranda por la oportunidad de aclarar algunas inconsistencias en los datos de la matriz, tabla 2 de Orozco (1997) , y que originaron las críticas presentadas por él. En el análisis sobre la posición de *Brunellia* (Orozco 1997) se llegaron a las siguientes conclusiones: 1. *Brunellia* no es un género de Cunoniaceae. 2. *Brunellia, Spiraeanthemum* y *Acsmithia* están muy estrechamente relacionados y podrían considerarse en una familia diferente a Cunoniaceae y a Brunelliaceae. 3. Cunoniaceae no es grupo natural. 4. *Davidsonia* y *Eucryphia* deben considerarse dentro de Cunoniaceae. 5. *Connarus* es un buen grupo externo para Cunoniaceae y *Brunellia.*

Las críticas de Miranda (2000, en este mismo volumen) en su reanálisis sobre la posición sistemática de *Brunellia,* se basan principalmente en los resultados de consenso generados de la matriz de datos tabla 1 (tabla 2 en Orozco 1997) y en el número de topologías resultantes al aplicar la opción Branch and Bound (BB*). Estos resultados tienen que ver con las conclusiones 1 y 3 de Orozco (1997). En la primera parte del reanálisis Miranda usó el programa NONA de Goloboff (1997) sobre la regla 1 (AMB-), la cual podría generar menos árboles al ignorar la condición ambigua como soporte de los árboles (Coddington & Scharff 1994) y cuyo comportamiento podría ser algo semejante al obtenido por Orozco (1997) al usar HENNIG86, "MH*" y "BB*" . Bajo la regla 1 y con una búsqueda exacta " SE", "MS+", Miranda obtuvo 1.283 árboles de 49 pasos (I C= 0.51, IR= 0.52) cuyo consenso es una politomía basal, con una topología diferente a la encontrada por Orozco (1997), figura 1c (figura 2b en Orozco, 1997). El segundo análisis de Miranda consistió en cambiar la codificación (Tabla 1) de la posición de los óvulos (carácter 13) para *Davidsonia* (0) y *Brunellia* (1) y la posición del estigma (carácter 15) la cual es decurrente para *Brunellia* (1). La topología del árbol de consenso generado después de aplicar pesos sucesivos es diferente a la topología obtenida por Orozco (1997). Además de la inconsistencia de los resultados, Miranda también crítica el concepto de homología dado por Orozco (1997) para la condición epítropa de los óvulos (carácter 13) de la cual aduce que el estado opuesto para la condición epítropa es la anátropa, ortotrópa, campilotrópa, etc.

Relaciones de *Brunellia, Spiraeanthemum* y *Acsmithia* de Orozco (1997)

Ninguna de las cuatro hipótesis presentadas por Miranda, aunque relaciona sólo dos dentro del texto, coinciden con los resultados del análisis de Orozco (1997), debido a que el reanálisis se basa en parte a un error de impresión, caracteres 13 y 15 (tabla 1).

Los datos de la tabla 2 (incluyen la corrección de impresión de los caracteres 13 y 15) se corrieron con los programas que Miranda usó en el reanálisis y fundamenta sus críticas. Con HENNIG86 (Farris 1988), método exacto "IE-" y BB*, se obtuvieron 177 árboles (IC = 0.51, IR = 0.52), de 48 pasos al inactivar la autopomorfía de la posición decurrente del estigma (carácter 15) la cual también fue inactivada en Orozco (1997) mas no la automoporfía de las semillas unidas al exocarpo por el funículo (carácter 20). Un número mayor de árboles, 183, se obtuvo con el programa NONA (Goloboof 1993), no usado por Orozco en 1997, aplicando los comandos "SE; MS+" y

"AMB=" con el que se obtiene más árboles (Coddington & Scharff 1994, 1996). Los árboles de NONA presentan igual longitud e índices de consistencia y retención que los árboles más parsimoniosos obtenidos con HENNIG86. EL consenso es igual para los árboles obtenidos en HENNIG86 y NONA (figura 1c). Aplicando pesos sucesivos, se obtuvo un árbol igual en HENNIG86 y NONA (figura 1d).

Las relaciones de *Brunellia, Spiraeanthemum* y *Acsmithia* de Orozco (1997) se mantienen (figura 1c-e). Se observan pequeñas diferencias en el árbol de consenso de Orozco (1997) (figura 1c) en la posición de *Aphanopetalum* y *Gillbeea,* dentro de la gran politomía. La longitud de los árboles es igual con variaciones en el número de árboles más parsimoniosos que no afectan las topologías. En Orozco (1997) se obtuvieron 120 vs. 177 árboles con HENNIG86 y vs. 183 con NONA. La diferencia en el número de árboles no implica ningún cambio de las relaciones presentadas por Orozco (1997) (figura 1b, c). Las diferencias en el índice de consistencia 0.50 vs. 0.51 de Orozco (1997) se deben a las autoapomorfías, cuando éstas son activadas o desactivadas.

Cambios de codificación

Errores de observación condujeron a Miranda a un segundo análisis que consistió en cambios de codificación. Estos cambios implicaron decisiones biológicas erradas. No es deseable un error de impresión en un artículo científico, sin embargo para los propósitos de Miranda, y desde el punto de vista operacional del reanálisis, era necesario un examen cuidadoso de la información disponible de la matriz de datos (tabla 1), y de los anexos (tabla 3, tablas 2 y 4 en Orozco 1997).

De la matriz de datos (tabla 1) (Orozco 1997, Tabla 2) Miranda comenta: "*Un aspecto que parece incomprensible es que la sinapomorfía que soporta el grupo monofilético Brunellia y Spiraacsmi, la posición epítropa de los óvulos (Orozco 1997: 154), no aparece en la matriz de la tabla 2 para esos dos taxones sino para Davidsonia y Spiraacsmi*". Aunque Miranda observó que la posición epítropa de los óvulos (carácter 13) era compartida por *Davidsonia* y *Spiraacsmi*, cambió la codificación y alteró la información biológica, con el agravante de consultar los anexos sólo para verificar la codificación de la posición del estigma, carácter 15. "*En un segundo análisis corregí los valores de los caracteres 13 y 15: para el carácter 13, coloqué un valor de 0 a Davidsonia y de 1 a Brunellia, y consideré el carácter* 15 *como una autopomorfía para Brunellia tal como lo sugieren otras tablas de datos*".

El cambio de codificación para *Brunellia* del carácter, estigma decurrente (15) carece también de fundamento. Tal como se presentan los datos en la tabla 1 para el carácter 15, podría tratarse de un error de impresión o en su defecto el carácter es excluido del análisis por cuanto no hay variación para ninguno de los taxones, todos exhiben la condición **0**. En las tablas del anexo (tabla 3), el estado **1** es una autoapomorfia para *Brunellia* (**1**).

Concepto de homología

La discusión sobre homología de los dos estados del carácter 13 (posición epítropa y otras formas) es también equivocada. En cuanto a la posición epítropa de los óvulos (carácter 13) Miranda considera : "E*s una homología dudosa desde su formulación ya que el estado opuesto es "otras formas" que oscurece las verdaderas relaciones de homología; dentro de esas "otras formas "caben las posiciones anátropa, ortótropa, campilótropa, etc. que no permite evaluar los niveles de generalidad de los caracteres, ni la verdadera relación de homología*".

Siendo la condición epítropa una posición del óvulo anátropo en relación con la placenta (Font Quer 1965, Cuatrecasas 1970, Cronquist 1981, Orozco en preparación), la condición opuesta es la apótropa, presente en Cunoniaceae excepto en *Spiraeanthemum, Acsmithia* y *Davidsonia* con ovúlos anátropos de posición epítropa, condición compartida con *Brunellia* (tablas 2 y 3).

Tablas 1. Matriz de datos de 16 taxones y 20 caracteres según Orozco (1997, pag. 148). Grupos externos, *Connarus, Davidsonia, Fothergilla* y *Quercus*. Error de impresión de los caracteres 13 y 15 para *Brunellia*.

Taxones	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Connarus	0	2	?	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0
Davidsonia	0	2	?	0	2	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0
Fothergilla	0	0	?	0	2	1	0	1	?	0	0	0	0	1	0	1	?	0	1	0
Quercus	0	0	?	1	2	1	1	1	1	?	?	0	0	?	0	?	0	1	0	0
Brunellia	?	1	1	1	1	1	?	0	0	0	0	0	0	1	0	?	0	1	0	1
Ackama	1	0	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
Acrophyllum	2	0	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0
Aphanopetalum	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	?	1	1	0
Codia	1	0	1	1	1	?	0	1	0	1	?	?	0	0	0	0	0	1	1	0
Eucryphia	1	0	0	0	?	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	2	2	1	1	0
Gillbeea	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	?	0	1	0	0	0	?	1	0
Pancheria	?	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0
Pseudoweinmannnia	1	1	0	?	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	2	0	1	1	0
Weinmannia	1	0	?	?	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	?	1	0
Spira-Acsmithia	?	0	0	0	0	1	?	0	0	0	0	?	1	?	0	?	0	1	1	0
Spiraeopsis	1	0	0	2	?	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0

Tabla 2. Matriz de datos de 16 taxones y 20 caracteres según Orozco (1997, pag. 148). Grupos externos, *Connarus, Davidsonia, Fothergilla* y *Quercus*. Datos de los caracteres 13 y 15 corregidos para *Brunellia* y sobre los cuales se basan los resultados de Orozco (1997).

Taxones	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
Connarus	0	2	?	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	?	0	0
Davidsonia	0	2	?	0	2	1	0	1	0	1	1	1	1	0	0	0	0	1	1	0
Fothergilla	0	0	?	0	2	1	0	1	?	0	0	0	0	1	0	1	?	0	1	0
Quercus	0	0	?	1	2	1	1	1	1	?	?	0	0	?	0	?	0	1	0	0
Brunellia	?	1	1	1	1	1	?	0	0	0	0	0	1	1	1	?	0	1	0	1
Ackama	1	0	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0
Acrophylum	2	0	0	1	2	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0
Aphanopetalum	1	1	0	1	0	0	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	?	1	1	0
Codia	1	0	1	1	1	?	0	1	0	1	?	?	0	0	0	0	0	1	1	0
Eucryphia	1	0	0	0	?	0	1	1	0	1	1	1	0	1	0	2	2	1	1	0
Gillbeea	1	1	0	1	0	0	1	1	0	1	0	?	0	1	0	0	0	?	1	0
Pancheria	?	0	1	1	1	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0	0	1	1	1	0
Pseudoweinmannnia	1	1	0	?	1	1	0	1	0	1	0	1	0	0	0	2	0	1	1	0
Weinmannia	1	0	?	?	1	0	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	?	1	0
Spira-Acsmithia	?	0	0	0	0	1	?	0	0	0	0	?	1	?	0	?	0	1	1	0
Spiraeopsis	1	0	0	2	?	0	0	1	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0

Tabla 3. Matriz de datos de 13 taxones y 19 caracteres según Orozco (1997, pag. 163). Grupo externo *Davidsonia*. Condición epítropa (0) para el carácter 13 en *Brunellia, Davidsonia* y *Spiraacsmi.*

Taxones	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
Davidsoniaceae	0	0	?	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Brunellia	?	0	1	1	1	0	?	1	0	1	1	1	0	1	1	?	0	1	1
Ackama	1	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	1
Acrophyllum	2	1	0	1	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1
Aphanopetalum	1	0	0	1	2	1	1	0	1	0	0	1	1	0	0	0	?	1	1
Codia	1	1	1	1	1	?	0	0	0	0	?	?	1	0	0	0	0	1	1
Eucryphia	1	1	0	0	?	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	1	2	1	1
Gillbeea	1	0	0	1	2	1	1	0	0	0	1	?	1	1	0	0	0	?	1
Pancheria	?	1	1	1	1	1	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	1	1	1
Pseudoweinmania	1	0	0	?	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0	1	1
Weinmannia	1	1	?	?	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	?	1
Spiraacsmith	?	1	0	0	2	0	?	1	0	1	1	?	0	?	0	?	0	1	1
Spriraeopsis	1	1	0	2	?	1	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	1	1

Estado actual de las relaciones de *Brunellia*

El reanálisis de Miranda no tiene fundamento biológico ni operacional. Su conclusión sobre la hipótesis de Hufford & Dickison (1992) la que considera más robusta, y las apreciaciones ligeras a las que llama *racionales* están fuera del contexto actual en el que se desarrolla la investigación de Brunelliaceae y grupos afines. Por otro lado, la hipótesis de Hufford & Dickison (1992) en la que propone a *Brunellia* como otro género de Cunoniaceae es actualmente refutada. Con base en estudios morfológicos y de ADN de cloroplastos, Bradford (com. pers.) reconoce a Brunelliaceae como grupo natural, cerca de Cunoniaceae y de *Cephalotus* (Cephalotaceae). Cunoniaceae es circunscrita y los géneros *Baurea, Eucryphia* y *Davidsonia* están incluidos dentro de Cunoniaceae (Bradford, com. pers.).

La generación de hipótesis como las presentadas por Hufford & Dickison (1992) y Orozco (1997) satisfacían las inquietudes temporales que obedecían a la posición de *Brunellia,* dentro o fuera de Cunoniaceae y por ende la irresolución de clados en el caso de la hipótesis de Orozco (figura 1c) no constituía preocupación inmediata. El reanálisis de hipótesis con datos moleculares y el uso de innovadores programas de computación generan nuevos planteamientos sobre las relaciones.

La hipótesis en la figura 1a es el resultado parcial de las investigaciones de Bradford y actualmente se reexamina con base en la morfología y la secuencia del ADN de cloroplastos. Sin embargo esta hipótesis es en parte coincidente con los resultados basados en datos morfológicos por Orozco (1997) (figuras 1 b, c). Las hipótesis de Orozco incluyen un menor número de taxones que la de la figura 1a, pero representan la variación total del grupo interno, y para los propósitos de la posición de *Brunellia,* indican estrechas relaciones de *Brunellia* con *Spiraeanthemum* y *Acsmithia* (figuras 1b-c). Al igual que en la hipótesis de la figura 1a, y recientes datos de Bradford (com.pers.) *Davidsonia* y *Eucryphia* están incluidas dentro de Cunoniaceae.

AGRADECIMIENTOS

Gracias al Comité Editorial de Caldasia del Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia, por brindarme la oportunidad de escribir esta discusión. A Gary Stiles por su crítica y orientación, a José Murillo, del Instituto de Ciencias Naturales por su colaboración en la revisión del manuscrito y

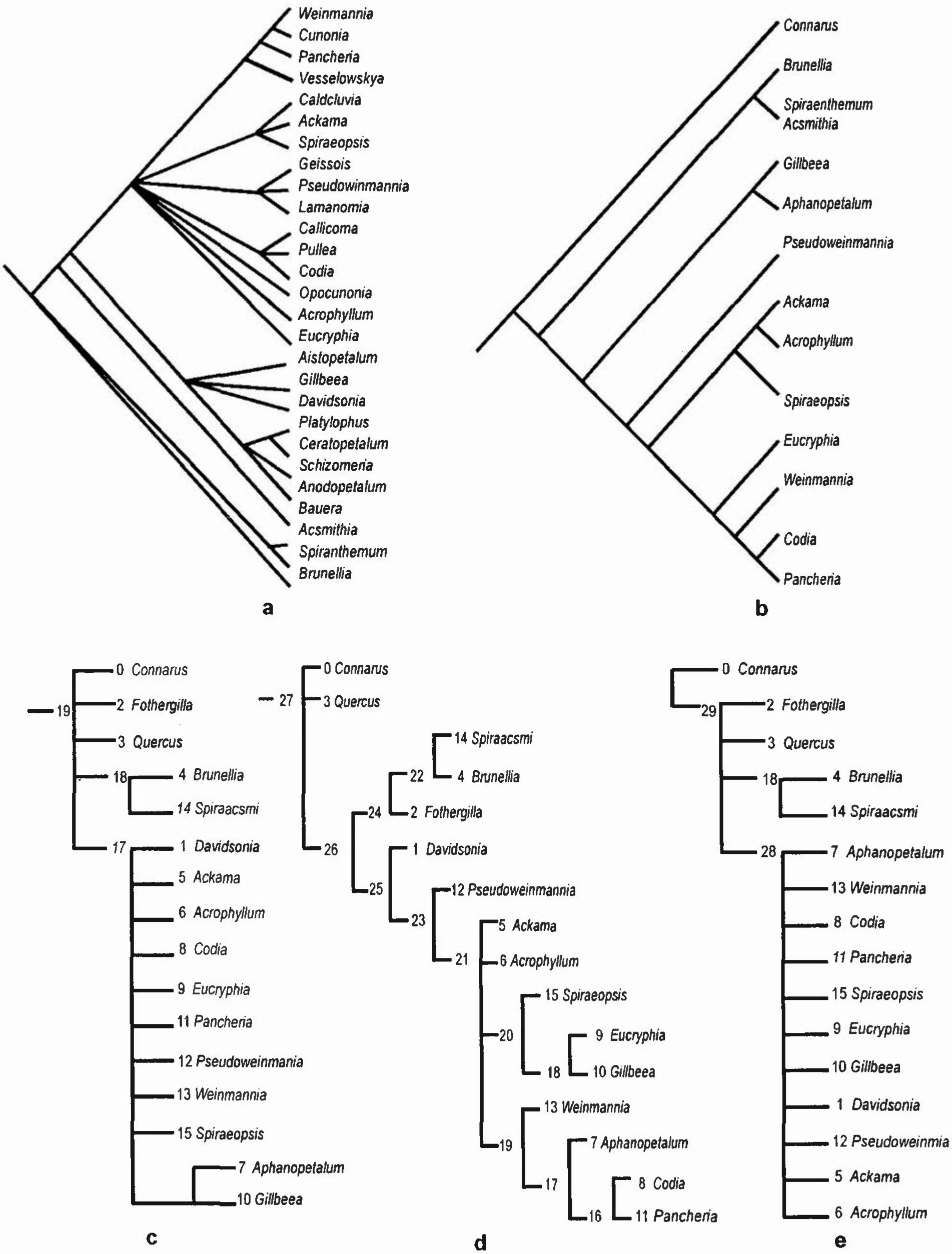
Weinmannia
Cunonia
Pancheria
Vesselowskya
Caldcluvia
Ackama
Spiraeopsis
Geissois
Pseudowinmannia
Lamanomia
Callicoma
Pullea
Codia
Opocunonia
Acrophyllum
Eucryphia
Aistopetalum
Gillbeea
Davidsonia
Platylophus
Ceratopetalum
Schizomeria
Anodopetalum
Bauera
Acsmithia
Spiranthemum
Brunellia
a
Connarus
Brunellia
Spiraenthemum
Acsmithia
Gillbeea
Aphanopetalum
Pseudoweinmannia
Ackama
Acrophyllum
Spiraeopsis
Eucryphia
Weinmannia
Codia
Pancheria
b
19
0 Connarus
2 Fothergilla
3 Quercus
18
4 Brunellia
14 Spiraacsmi
17
1 Davidsonia
5 Ackama
6 Acrophyllum
8 Codia
9 Eucryphia
11 Pancheria
12 Pseudoweinmania
13 Weinmannia
15 Spiraeopsis
7 Aphanopetalum
10 Gillbeea
c
27
0 Connarus
3 Quercus
26
24
22
14 Spiraacsmi
4 Brunellia
2 Fothergilla
25
1 Davidsonia
23
12 Pseudoweinmannia
21
5 Ackama
6 Acrophyllum
20
15 Spiraeopsis
18
9 Eucryphia
10 Gillbeea
19
13 Weinmannia
17
7 Aphanopetalum
16
8 Codia
11 Pancheria
d
0 Connarus
29
2 Fothergilla
3 Quercus
18
4 Brunellia
14 Spiraacsmi
28
7 Aphanopetalum
13 Weinmannia
8 Codia
11 Pancheria
15 Spiraeopsis
9 Eucryphia
10 Gillbeea
1 Davidsonia
12 Pseudoweinmia
5 Ackama
6 Acrophyllum
e

Figura 1. a. Resultados parciales sobre las relaciones de Cunoniaceae (Bradford, com. pers.) basadas en caracteres de ADN. b. Resultados de la posición de *Brunellia* en relación con Cunoniaceae , *Connarus* como grupo externo, según Orozco (1997) (longitud 131 pasos, IC= 0.83, IR= 0.81). c. Consenso estricto de 120 árboles obtenidos con HENNIG86, según (Orozco, 1997). d . Hipótesis de relaciones de *Brunellia* con Cunoniaceae usando cuatro grupos externos, obtenida por pesos sucesivos de los árboles resultantes de HENNIG86 y NONA. e. Consenso estricto de los árboles resultantes de HENNIG86 (177 árboles) y NONA(183 árboles). Longitud de los árboles mas parsimoniosos sin pesos sucesivos = 48 pasos, IC= 0.51, IR = 0.52 con HENNIG86 y NONA.

sus comentarios y a la estudiante Sandra Castro por la presentación de las figuras.

LITERATURA CITADA

CUATRECASAS, J. 1970. Brunelliaceae. Flora Neotropica . Monograph 2 : 1-189.

CODDINGTON, J. & N. SCHARFF. 1994. Problems with zero-length branches. Cladistics 10: 415-423.

CODDINGTON, J. & N . SCHARFF. 1996. Problems with soft polytomies. Cladistics 12: 139-145.

CRONQUIST, A. 1981. *An integrated system of classification of flowering plants*. Columbia University Press, Nueva York.

FARRIS, J. 1988. HENNIG86. Version 1.5. Port Jefferson Station, Nueva York.

FONT QUER. 1965. *Diccionario de Botánica*. Editoral Labor. Barcelona

GOLOBOFF, P. 1993. NONA. Version 2.0. Publicado en httpt// www.cladistics.com

HUFFORD , L. & W. DICKISON. 1992. A phylognetic anlysis of Cunoniaceae. Systematic Botany 17: 181-200.

MIRANDA, R. 2000. Sobre la posición sistemática de *Brunellia* Ruiz & Pavón: un reanálisis de Orozco (1997). Caldasia 22: en este mismo número.

OROZCO, C. 1997. Sobre la posición sistemática de *Brunellia* Ruiz & Pavón. Caldasia 19: 145-164.